Распределение скрытоглавов характеризуется постепенным уменьшением разнообразия видов по мере увеличения высоты над уровнем моря. Проникновение степных видов в горную часть происходит по речным долинам вместе с кормовыми растениями.

В западной части территории Северного Кавказа преобладают широкораспространенные европейские и средиземноморские виды. В восточной части также доминируют европейские виды, но снижается численность средиземноморских и появляются среднеазиатские элементы.

Абдурахманов Г. М. К познанию фауны некоторых групп жесткокрылых низменного Дагестана.— В кн.: Материалы науч. сес. энтомологов Дагестана. Махачкала, 1972, с. 85—96.

Бекман Ю. И. Энтомологическая поездка в Дагестан летом 1901 года.— Рус. энтомол. обозрение, 1902, **2**, № 1, с. 108—111.

Богданов-Катьков Н. Н. К фауне жуков Предкавказья.— В кн.: Тр. 2-го Всерос. энтомофитопатол. съезда. Пг., 1921, с. 88—98.

Добровольский Б. В. Вредные жуки.— Ростов н/Д, 1951, с. 105—308.

Крыжановский О. Л., Тер-Минасян М. Е. Жесткокрылые — Coleoptera.— В кн.: Животный мир СССР, М.: Л., 1958, т. 5, с. 418—420.

Медведев С. И. Жесткокрылые — Coleoptera.— Там же, 1950, т. 3, с. 294—317.

Лопатин И. К. Жуки-листоеды Средней Азии и Казахстана.— Л.: Наука, 1977.— 268 с.

Оглоблин Д. А. Листоеды Ставропольского края (Coleoptera, Chrysomelidae).— Изв. Ставропольск.СТАЗР. Ставрополь, 1925, с. 41—47.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953.— 399 с.

Кубанский университет Получено 30.06.83

УДК 598.829

Г. Б. Бахтадзе, Б. А. Казаков

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕСТ ГНЕЗДОВАНИЯ СЕРОГОЛОВОЙ, ЧЕРНОГОЛОВОЙ И ЖЕЛТОЛОБОЙ ЖЕЛТЫХ ТРЯСОГУЗОК НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Названием «Желтая трясогузка» (*Motacilla flava* L.) обозначают несколько различающихся по окраске близких видов, имеющих перекрывающиеся ареалы (Mayr, 1956; Vaurie, 1959; Степанян, 1978, 1983). Для решения вопроса о реальном статусе форм, входящих в комплекс *Motacilla flava,* важны сведения о степени репродуктивной изоляции желтых трясогузок, имеющих разные типы окраски в районах их совместного обитания (Mayr, 1956; Vaurie, 1959). На юге европейской части СССР и в прилежащих областях обитают сероголовая, черноголовая и желтолобая желтые трясогузки, рассматриваемые нередко в качестве самостоятельных видов: *M. flava, M. feldegg* и *M. lutea* (Гаврилов, 1970; Степанян, 1978, 1983). Сероголовая трясогузка гнездится на большей части этой территории; желтая трясогузка с черной окраской головы распространена в северном Причерноморье, Приазовье, Предкавказье, в низовьях Волги и Урала; желтолобая обычна на востоке исследуемой области, севернее Камыш-Самарских озер (Гаврилов и др., 1967; Гаврилов, 1970; Степанян, 1978). В южных районах европейской части СССР имеются зоны контакта между сероголовой и черноголовой и между сероголовой и желтолобой трясогузками (Vaurie, 1959; Гаврилов, 1970; Степанян, 1983). Было отмечено (Казаков, Бахтадзе,1977), что в низовьях р. Дона в районах совместного распространения сероголовой и черноголовой трясогузок места их гнездования обладают определенными отличиями, которые способствуют их разобщению. Однако установленные различия в местах их гнездования не позволяют оценить взаимоотношений сероголовой и черноголовой трясогузок в других районах. Л. С. Степанян (1983) считает, что существующая репродуктивная изоляция «молодых» видов — *M. flava* и *M. feldegg* не предотвращает интрогрессию генов между ними, которая поддерживает автономные скопления гибридных особей, обладающих промежуточной окраской, описанных в качестве подвида *M. flava dombrowskii* (Tschusi). До настоящего времени не выяснен характер взаимоотношений сероголовой и желтолобой трясогузок. В. Е. Береговой (1970) пришел к выводу, что они относятся к одному виду (*M. flava*), а различия в окраске между ними связаны с проявлением полиморфной изменчивости. Однако представления В. Е. Берегового не нашли поддержки у других исследователей (Иванов, 1976; Степанян, 1978, 1983).

Для выявления характера взаимоотношений и уточнения таксономического статуса сероголовой, черноголовой и желтолобой трясогузок проведен сравнительный анализ их гнездовых участков. В 1976—1983 гг. места гнездования этих птиц исследовали в бассейне Нижнего Дона, в Предкавказье, в Прикаспийской низменности и в Приуралье. На гнездовых участках *M. flava, M. feldegg* и *M. lutea* фиксировали особенности растительного покрова, рельефа, климата, отмечали сопутствующие виды животных. Проведенное исследование позволило выявить некоторые характерные особенности гнездовых местообитаний сероголовой, черноголовой и желтолобой трясогузок.

Сероголовая трясогузка гнездится в неоднородных климатических и ландшафтных условиях. В бассейне Нижнего Дона она обнаружена на территории Цимлянского песчаного массива, в северо-восточном Приазовье и в Сальских степях. В пределах этих районов места ее обитания связаны с участками остепненных лугов и посевами сельскохозяйственных культур (пшеница, люцерна). На Цимлянском песчаном массиве, в пойме Дона, сероголовая трясогузка населяет луговые низины, в которых благодаря низкой влагоемкости песчаных почв создаются условия умеренного увлажнения. Кроме луговых трав — девясила (*Inula* sp.), подорожника песчаного (*Plantago arenaria* W.), лапчатки (*Potentilla* sp.), здесь обычны степные растения — кермок (*Limonium gmelini*), полынь (*Artemisia maritima*), молочай (*Euphorbia gerardiana*). Южнее, в Приазовье и в Сальских степях, поселения этой птицы обычны в суходольных понижениях на водоразделах. В настоящее время большая часть таких земель занята посевами культурных растений. На сохранившихся целинных участках в суходолах развиваются лугово-степные ассоциации. Здесь сероголовая трясогузка гнездится в высокотравье около открытых пространств, которые она посещает в поисках корма. Кроме трясогузки, на суходольных лугах часто встречаются полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L.) и черноголовая овсянка (*Emberiza tristrami* S w.). В бассейне Нижнего Дона количество атмосферных осадков предотвращает быстрое выгорание мезофильных трав и стабилизирует облик мест гнездования сероголовой трясогузки. Аналогичные места обитания свойственны сероголовой трясогузке в Приуралье, где она гнездится среди полей на месте остепненных лугов и в суходольных луговых пастбищах.

В более засушливых областях — в Заволжье и Прикаспийской низменности — сероголовая трясогузка гнездится в зоне разливов рек, озер и лиманов. Места ее обитания в этих районах находятся в условиях нестабильного, изменяющегося во время гнездового периода увлажнения. Например, в зоне разливов р. Большая Чалыкла сероголовая трясогузка населяет участки корково-столбчатых солонцов, поверхность которых подвергается временному заболачиванию. На ее гнездовых участках, в пойме Чалыклы, развивается густой травостой полыни (*A. maritimase*), выдерживающей кратковременное избыточное увлажнение и засоление. В засушливых районах в местах обитания этой птицы изменение характера увлажнения приводит к изменениям в растительных сообществах. В зоне разливов р. Кушум в местах гнездования сероголовой трясогузки, в период постройки гнезда и насиживания кладки доминируют разнотравные элементы (*Lactuca* sp., *Plantago* sp., *Trifolium* sp., *Elatine* sp.), во время выкармливания птенцов такие участки превращаются в пырейники. На засоленных лугах в поймах Сарпинских лиманов, после выгорания мезофильных трав (*Carex gracilis, Plantago* sp., *Taraxacum* sp.) около гнезд трясогузки перед вылетом птенцов чаще встречаются солянки (*Salicornia* sp., *Petrosimonia* sp.), кермек и полыни. Среди разливов реки Уил сероголовая трясогузка обычна на заливных массивах в пойме озера Ак-Тюбе. Она населяет здесь разнотравные сообщества, образованные кроссом широколистным (*Lepidium latifolium*), латуком татарским (*Lactuca tatarica*), ситником (*Juncus gerardii*), ассоциации мортука пшеничного (*Eremopyrum triticeum*), пятна с растительностью засоленных лугов. Однако на гнездовых участках

этой птицы всегда присутствовали степные растения, кермек, полыни, типчак (*Festuca ovina*), свидетельствующие о непродолжительном увлажнении. Следует отметить, что в пойме озера Ак-Тюбе рядом с трясогузкой гнездятся черный (*Melanocorypha eltonensis* Forst.) и степной (*M. calandra* L.) жаворонки.

На юге Волго-Уральского междуречья сероголовая трясогузка гнездится в некоторых котловинно-западинных понижениях. В этом районе в местах гнездования густой растительный покров не развивается. После выгорания основной части мезофитов, которое происходит во время насиживания кладки, на гнездовых участках сохраняются единичные побеги *Phragmites* sp., регулярно встречается *Alhagi pseudoalhagi*, кермек и полыни.

Таким образом, сероголовая трясогузка гнездится среди остепненных лугов и луговых степей. В суходольных понижениях, которые эта птица населяет в степной зоне, за счет атмосферного увлажнения развиваются остепненные луговые сообщества. Выпадающие здесь осадки предотвращают быстрое выгорание мезофильных трав. В местах с более засушливым климатом сероголовая трясогузка связана с пойменными, заливными массивами. В засушливых районах на гнездовых участках трясогузки после непродолжительного избыточного увлажнения в начале гнездового периода складываются условия, характерные для луговых степей.

В отличие от сероголовой черноголовая трясогузка населяет обширные слабо заболоченные луга, которые находятся в условиях стабильного и сильного увлажнения. В Приазовье она гнездится на пойменных лугах в низовьях Дона и Кубани, в долинах рек Кагальник, Челбас, Бейсуг и др. Для ее гнездовых участков в этом районе характерен густой и высокий травостой луговых растений, нуждающихся в длительном и сильном увлажнении (*Carex riparia, Ranunculus repens, Ballota nigra, Vicia* sp.). Кроме трясогузки, здесь гнездятся чибис (*Vanellus vanellus* L.), ходулочник (*Himantopus himantopus* L.), варакушка (*Cyanosylvia svecica* L.) — птицы, населяющие заболоченные луга. На равнинах Центрального и Восточного Предкавказья черноголовая трясогузка обычна на обширных луговых массивах в долинах Западного и Восточного Манычей, в пойме Кумы и Терека. В Центральном и Восточном Предкавказье пойменные луга развиваются на засоленных почвах, что отражается на их флористическом составе. Например, на гнездовых участках трясогузки в долине Восточного Маныча регулярно встречаются солода (*Glycyrrhiza glabra*), лебеда (*Atriples* sp.), солерос (*Salicornia europaea*). Места гнездования черноголовой трясогузки на засоленных лугах отличаются более низким и разреженным травостоем. Незасоленные влажные высокотравные луга в центральных и восточных районах Предкавказья занимают незначительную площадь, однако среди таких лугов птица всегда многочисленна. Она гнездится в пырейно-осоковых ассоциациях на островах системы озер Маныч — Гудило и в осоково-прибрежницевых сообществах в пойме Кумы среди песков Прикаспия. Осушение пойменных массивов в результате их хозяйственного освоения приводит к исчезновению этой птицы. Она отсутствует также в узкой полосе ленточных прибрежных лугов. В районах с повышенным количеством атмосферных осадков на возвышенностях Предкавказья и в предгорьях Кавказа черноголовая трясогузка населяет другие типы ландшафтов. В пределах Ставропольского плато и Минераловодской группы лакколитов трясогузка гнездится в луговых западинах и балках, удаленных от речных долин. Высокое увлажнение этих мест обитания поддерживается за счет атмосферных осадков, которые способствуют развитию мезофильного высокотравья. Посевы культурных растений в таких участках не препятствуют гнездованию черноголовой трясогузки. Необходимо отметить, что сероголовая трясогузка, населяющая аналогичные формы рельефа в Приазовье, в районе Ставропольского плато

и Минераловодского поднятия не гнездится, так как степень увлажнения ее гнездовых участков значительно ниже. В предгорьях Кавказа черноголовая трясогузка гнездится в первых надпойменных террасах, покрытых лугово-степной растительностью или занятых под сельскохозяйственные культуры. По долинам притоков Кубани и Баксана она найдена на гнездовье на высоте 400—450 м.

На юге европейской части СССР, восточнее Волги, черноголовая трясогузка обнаружена в пустынях северного Прикаспия. В этом районе она населяет пологие массивы в поймах открытых лиманов, которые простираются в глубь водоема. Грунтовые воды на таких массивах обеспечивают в условиях засушливого климата постоянное высокое увлажнение мест гнездования трясогузки. В северном Прикаспии на гнездовых участках черноголовой птицы такие луговые травы, как болотница (*Eleocharis* sp.) пырей (*Elytrigia* sp.), щавель (*Rumex* sp.), лапчатка (*Potentilla* sp.), сохраняются в течение длительного периода. Однако нередки здесь и сухолюбивые виды (кермек, полынь), которые занимают приподнятые участки (наносы песка и т. п.). Кроме трясогузки на таких луговых массивах гнездятся чибис, кречетка (*Chettusia gregaria* Pall.), черноголовый чекан (*Saxicoa torquata* L.).

Таким образом, черноголовая трясогузка, распространение которой ограничено областями с высокой весенне-летней температурой, населяет, в первую очередь, обширные пойменные луга высокого и стабильного увлажнения. Увеличение количества осадков на возвышенностях и в предгорьях способствует проникновению этой птицы на плакоры и в надпойменные террасы.

Различия в местах гнездования сероголовой и черноголовой трясогузок способствуют разобщению этих птиц в зоне их пространственного контакта. Чередование суходольных или котловинно-западинных лугов и луговых массивов в поймах непересыхающих водоемов создает условия для мозаичного распространения названных трясогузок в области их совместного обитания. Однако в единичных случаях удается обнаружить локальные смешанные поселения этих птиц. В правобережье реки Дон такое поселение найдено на водораздельном участке в широкой луговой балке (2—2,5 га). За время наблюдений с 1977 по 1980 гг. облик этого места гнездования и состав гнездящихся в нем трясогузок изменились. Во влажном 1977 г. здесь был развит высокотравный луговой массив, напоминающий луга в пойме Дона. В этом году кроме 16—18 самцов сероголовой отмечена одна черноголовая трясогузка и 5—6 трясогузок с промежуточным типом окраски. Вероятно, в предшествующем году, который также отличался повышенным увлажнением, условия были благоприятны для совместного гнездования сероголовой и черноголовой трясогузок, в результате чего появились экземпляры с промежуточными признаками. В засушливые 1978 и 1979 гг. описываемая балка представляла собой типичный для Приазовья остепненный суходольный луг. В этот период здесь встречалась исключительно сероголовая трясогузка. После обильного увлажнения весной 1980 г. на этом участке вновь преобладающее развитие получили луговые растения. Высота травостоя в заболоченных низинках достигла 40—50 см. В 1980 г. из гнездящихся здесь 20—23 самцов желтой трясогузки один имел черную окраску головы, остальные «чистую» серую. Таким образом, в исследуемом случае особенности климатических условий препятствовали образованию автономного смешанного поселения. Следует отметить, что в низовьях Дона сероголовая трясогузка в местах гнездования черноголовой трясогузки на пойменных лугах не обнаружена. Однако среди пустынь Прикаспия на юге Волго-Уральского междуречья смешанное поселение черноголовой и сероголовой трясогузок найдено в пойме открытого лимана, имеющей сложный микрорельеф: заболоченные понижения, сочетающиеся с выровненными приподнятыми участками, покрытыми лугово-степной растительностью. В этом поселении преобладала черноголовая трясогуз-

ка (60—70 особей на 4—5 га), два самца имели окраску, типичную для сероголовой, у 3—4 экземпляров на темени отчетливо выделялись серые перья. Образование таких случайных смешанных поселений, свидетельствующее об отсутствии абсолютной изоляции между этими птицами, не может служить основанием для объединения сероголовой и черноголовой трясогузок в один вид. Желтых трясогузок с серой и черной окраской головы следует рассматривать как близкие, но вполне самостоятельные виды — *M. flava* и *M. feldegg* (Гаврилов, 1970; Степанян, 1983). Поселения желтолобой и сероголовой трясогузок занимают обычно одни и те же участки, из-за чего возникло неверное представление об одинаковых для этих птиц требованиях к местам гнездования (Береговой, 1970). Действительно, расстояние между гнездами сероголовой и желтолобой трясогузок составляет нередко 50—60 м, но гнездятся они в разных формах микрорельефа. Например, на солонцах среди разливов реки Большая Чалыкла сероголовая трясогузка населяет описанные ранние сообщества полыни на приподнятых участках. Желтолобая трясогузка гнездится здесь в условиях большого увлажнения в понижениях и балках, заросших лебедой и прибрежницево-осоковыми сообществами. Среди разнотравно-злаковых лугов Приуралья эта птица устраивает гнезда у воды вдоль затопленных балок и по берегам озер в узкой полосе прибрежных осоковых или осоково-прибрежницево-мятликовых ассоциациях. В находящихся рядом суходольных лугах и полях, заселенных сероголовой трясогузкой, желтолобая птица не найдена.

По сравнению с различиями в местах гнездования сероголовой и черноголовой трясогузок, связанных с разными типами лугов, отличия мест гнездования сероголовой и желтолобой трясогузок менее существенны, однако желтолобых с признаками сероголовой трясогузки обнаружить не удалось. Вероятно, различия в местах гнездования сероголовой и желтолобой трясогузок являются одним из факторов репродуктивной изоляции. Существующее мнение о видовой самостоятельности желтолобой трясогузки соответствует обособленности этой птицы (Гаврилов, 1970; Иванов, 1976; Степанян, 1978, 1983). Таким образом, на юге европейской части СССР гнездится три отчасти симпатрических вида желтых трясогузок — *M. flava, M. feldegg, M. lutea.* Различные требования этих птиц к местам гнездования способствуют их репродуктивной изоляции.

Береговой В. Е. Феноанализ окраски оперения головы желтой трясогузки в зоне контакта сероголовой и желтолобой форм.— Экология, 1970, № 6, с. 102—103.

Гаврилов Э. И. Семейство трясогузковые.— В кн.: Птицы Казахстана. Алма-Ата : Наука, 1970, с. 286—363.

Гаврилов Э. И., Наглов В. А., Федосеенко А. К. и др. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья.— В кн.: Новости орнитологии Казахстана. Алма-Ата, 1968.— 29 с.— (Тр. Ин-та зоологии АН КазССР).

Иванов А. И. Каталог птиц СССР.— Л. : Наука, 1976.— 275 с.

Казаков Б. А., Бахтадзе Г. Б. К систематическому положению желтых трясогузок (Motacilla flava L.) в Предкавказье.— В кн.: Тез. докл. VII всесоюз. орнитол. конф. Киев : Наук. думка, 1977, ч. 1, с. 8—9.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Т. 2. Воробьинообразные.— М. : Наука, 1978.— 392 с.

Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР.— М. : Наука, 1983.— 296 с.

Mayr E. The interpretation of variation among the yellow wagtails.— Brit. Birds, 1956, **49**, N 3, p. 115—119.

Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes.— London : Witherby, 1959.— XII + 762 p.

Ростовский университет

Получено 10.10.84